

Evolución del patrón de coloración melánica en los primeros estadios de desarrollo de la mojarra, *Archocentrus myrnae* Loisel, 1997 (Perciformes: Cichlidae)

Marc Puigcerver

Departament de Biologia Cel·lular, Fisiologia Animal i Immunologia. Facultat de Ciències, Universitat Autònoma de Barcelona. E-08193 Bellaterra, Barcelona

Manuscrito recibido en octubre de 2006

Resumen

Se documenta la ontogenia de los patrones de coloración melánicos en las fases de larva y juvenil de la mojarra *Archocentrus myrnae* Loisel, 1997, un cíclido ponedor biparental originario de América Central. Se capturaron, fotografiaron y observaron 600 ejemplares de forma aleatoria durante 80 días. A partir de las diapositivas se elaboraron las figuras para su análisis. El primer día, tras la eclosión las larvas, presentan una doble línea longitudinal, una media y otra ventral. A los cuatro días, ambas líneas se fusionan en una única banda longitudinal. Esta banda longitudinal desaparece el día 16 para dar lugar al inicio de las semibarras, que van desarrollándose hasta el día 80. Las dos concentraciones de melanocitos que permanecen en la coloración de los adultos son la mancha lateral media (barra IV) y la mancha del pedúnculo caudal (barra VIII). Los resultados documentan el patrón de coloración melánico de las crías de *A. myrnae* desde el momento de la eclosión hasta los 80 días de vida, y pueden ser útiles como herramienta en estudios que relacionen coloración y comportamiento y como base para establecer relaciones filogenéticas entre cíclidos neotropicales.

Palabras clave: *Archocentrus myrnae*, *Cryptoheros*, desarrollo embrionario, desarrollo larval, melanóforos, patrón de coloración.

Abstract. *The evolution of melanin colour patterning in the topaz cichlid, Archocentrus myrnae Loisel, 1997 (Perciformes: Cichlidae).*

The ontogeny of melanistic colour patterns in larval, fry and juvenile of the topaz cichlid (*Archocentrus myrnae*, Loisel 1997) a biparental substrate spawning cichlid of Central America, are described at different developmental stages. Six hundred fish were randomly sampled, studied and photographed during 80 days of development. Figures were created from the resultant photographs. Larvae present two longitudinal stripes 24 hours posthatching; a midlateral stripe and a ventral stripe. Four days posthatching, both stripes fused into a single longitudinal stripe. At day 16 this stripe disappears and the development of dorsal and ventral semi-bars initiate till day 80. Two melanocyte aggregations remain in adult colouration: the midlateral spot (corresponding to bar IV) and the caudal peduncle spot (bar VIII). The results obtained establish the development of colour pattern in the topaz cichlid from hatching to 80 days. The results may provide a useful tool for the study of

behavioural relationships, the study of colour development and for the establishment of phylogenetic relationships within the neotropical cichlids.

Key words: *Archocentrus myrnae*, colour pattern, *Cryptoheros*, embryonic development, larval development, melanophores.

Introducción

Muchas especies de peces presentan una variación en los patrones de coloración, no sólo entre individuos de distintas poblaciones sino también entre individuos de una misma población. Se han descrito igualmente diferencias de coloración de un mismo individuo a lo largo de su vida (Kodric-Brown, 1998) así como según su estado fisiológico (Burton, 2002). Esta variabilidad complica cualquier intento de explicar evolutiva y funcionalmente el significado de la coloración de los peces (Barlow, 1992; Bolyard & Rowland, 1996).

El factor más importante y determinante de la coloración de los peces es la distribución, actividad e interacción de los cromatóforos (Bagnara & Hadley, 1973). La mayoría de los patrones de coloración de los teleósteos son el resultado de la diferencia en la expresión de los melanóforos (cromatóforos portadores de melanina), que producen un resultado negro, gris o marrón sobre la superficie corporal, y de uno o varios tipos de células pigmentarias: xantóforos, iridóforos, leucóforos. Así, para poder explicar la evolución de los patrones de coloración de los peces se requiere poder entender los procesos que determinan la distribución y la actividad de estas células.

Algunas investigaciones relativamente recientes se han centrado en la distribución de los cromatóforos durante los cambios ontogenéticos (Beeching et al., 2002; Gill & Morgan, 1999). Esta aproximación permite no sólo la posibilidad de identificar a una especie en concreto en las primeras etapas de su vida, sino también las homologías en la evolución de los patrones de coloración entre las diferentes especies, y pueden ayudar a explicar el significado biológico de los dimorfismos en los patrones de coloración entre machos y hembras o entre adultos y juveniles.

En el presente trabajo se pretende documentar la ontogenia de los patrones melánicos de coloración en las fases larvaria y juvenil de la mojarra *Archocentrus myrnae* Loisel, 1997, desde el momento de la eclosión de la larva hasta 80 días de vida, identificando los patrones de coloración melánicos intermedios típicos en el desarrollo de esta especie. *A. myrnae* es un cíclido ponedor con cuidado biparental presente en la vertiente atlántica de Costa Rica y de Panamá, poco conocido debido a su reciente descripción. Los individuos adultos de *Archocentrus myrnae* casi carecen de barras verticales en los costados. Típicamente presentan una mancha medio-lateral y otra en el pedúnculo caudal, ambas redondas. En ocasiones, las barras aparecen enteras de forma difusa y a veces como manchas ovaladas difusas en la línea corporal media (Bussing, 2002). Las hembras se distinguen de los machos fácilmente por la presencia de un ocelo en la aleta dorsal y una mayor concentración de melanóforos en la zona abdominal en el mo-

mento de la gravidez. Tras el desove la coloración melánica de las hembras aumenta en toda la zona anterior del cuerpo, incluyendo la cabeza, y llega a alcanzar un máximo de intensidad con la natación libre de sus crías.

Allgayer (2001) creó el género *Cryptoheros* para esta especie y otras de morfología y comportamiento reproductivo similar, entre las que se incluye al ciclido cebrá *Archocentrus nigrofasciatus* (Günther, 1869), uno de los ciclidos americanos más estudiados en el laboratorio y en el campo (Barlow, 2000). Esta clasificación ha sido repetidamente cuestionada porque no refleja verdaderas relaciones filogenéticas, y Kullander (2003) lo pone en sinonimia con *Archocentrus* Gill, 1877. Por tanto, este proceder ha sido aplicado también en el presente estudio, cuyos resultados pueden añadir más datos para ayudar a dirimir esta controversia.

Material y métodos

Los reproductores del estudio pertenecían a un stock F1 y F2, provenientes de ejemplares salvajes capturados directamente en Costa Rica. Estos peces habitan en un afluente del río Sixaloa, en aguas claras, poco profundas y de flujo rápido, sobre sustratos arenosos. Las parejas reproductivas, una vez formadas, acondicionan un sustrato de puesta en una cavidad o sobre una superficie plana. Tras el desove, la hembra se ocupa del cuidado directo de los huevos y larvas, mientras que el macho vigila el territorio.

Cuatro parejas de reproductores se mantuvieron en un acuario de 350 litros a 26 ± 0.5 °C, con un ciclo lumínico 10:14 h L:O. Se alimentaban una vez al día, con la alternancia de diferentes especies de invertebrados congelados, gránulos para rodaballo y triturados de gamba, mejillón y cefalópodos. Se adecuaron como sustrato de puesta cuatro piedras planas distribuidas de forma uniforme en el espacio. El acuario era inspeccionado diariamente en busca de una puesta, y se anotaban la hora y el día de su descubrimiento. Tras la eclosión de las larvas, se iniciaba su colecta diaria, succionándolas con una pipeta “pasteur” de plástico de 3 ml. La edad de los especímenes se expresa en días tras la eclosión. A medida que las crías iban creciendo, la boca de la pipeta se ensanchaba acortándola con unas tijeras. En el momento del inicio de la natación libre de los juveniles, éstos fueron trasladados a un acuario de cría de 50 litros de capacidad. En este acuario fueron alimentados una vez al día con nauplios de *Cyclops* sp. congelados y alimento comercial en polvo para juveniles, desde el primer día de su introducción. En las últimas etapas de desarrollo, los juveniles eran capturados directamente con un pequeño salabre. Una vez capturadas, las crías se colocaban vivas sobre una placa de petri de plástico de 40 mm de diámetro, sin anestesia, manteniéndose más o menos inmóviles sobre la superficie gracias a la propia tensión superficial del agua. Para evitar la reflexión de la luz, el agua sobrante alrededor del pez era pipeteada. Se fotografiaron con una lupa binocular Wild Heerbrugg equipada con una cámara Wild MPS 52 y un equipo de exposición automática MPS 46 Wild Leitz. Las larvas y juveniles capturados se retornaban posteriormente con el grupo.

Fueron observados unos 600 ejemplares y se tomaron 123 diapositivas para establecer la serie de desarrollo. Los peces fueron seleccionados de forma alea-

toria durante 80 días. Las diapositivas fueron examinadas para determinar los cambios de los patrones de coloración melánicos durante este período, y las figuras se realizaron a partir de una selección de dichas diapositivas. Este protocolo permite la observación y la fotografía de larvas y juveniles sin los cambios de coloración asociados al uso de anestésicos o preservación (Farm, 2001; Hoefler & Morris, 1999). Se pretendía, además, garantizar el bienestar y la longevidad de los peces con un mínimo de manipulación, criando a los alevines en las condiciones más naturales posibles. Dado que los ejemplares no se marcaban y eran retornados al grupo, el protocolo no permitía su identificación ni evitar la poco probable repetición a lo largo del tiempo de un mismo individuo.

Resultados

Los huevos se desarrollaron y eclosionaron a los cinco días a una temperatura de 24 °C. En condiciones de laboratorio, las ocho barras propias de las especies del género se van desarrollando progresivamente durante los primeros 80 días tras la eclosión.

Un día tras la eclosión (d1), las larvas son translúcidas, con los ojos pigmentados y presentan una gran concentración de melanóforos sobre el saco vitelino, en la zona dorsal de la cabeza, entre los ojos, en dos líneas mediolaterales, a lo largo y algo por debajo del tubo neural y en la zona dorsal intermedia del cuerpo (Fig. 1). A los cuatro días (d4), se evidencia la formación de la boca, aparecen los primeros melanóforos en la zona caudal de la larva y persiste la concentración de melanóforos en la zona del saco vitelino. Sobre la cabeza, los melanóforos se han extendido en su zona dorsal hasta alcanzar la mitad de la longitud corporal y las dos líneas mediolaterales se han fusionado en una única gruesa línea ventral (Fig. 2). A los 16 días (d16) el cambio morfológico y de coloración respecto

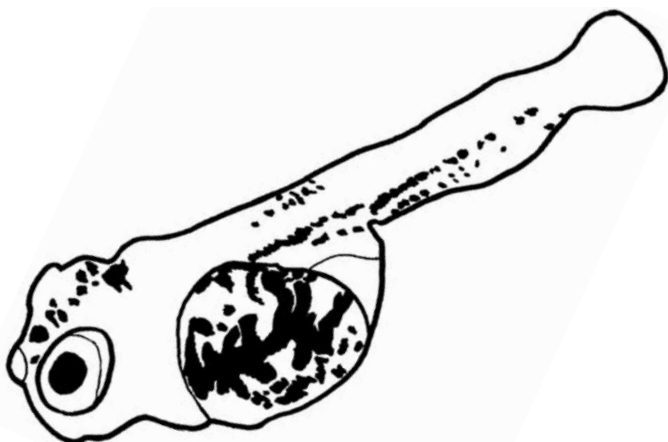


Figura 1. Larva de un día tras la eclosión.



Figura 2. Larva de cuatro días tras la eclosión.

a d3 es significativo, ya que se aprecia la total desaparición del saco vitelino. Los melanóforos se agrupan en forma de cinco barras incompletas en su centro a excepción de la banda número IV, en la que los melanocitos rellenan el espacio entre las semibarras dorsales y ventrales (Fig. 3). El desarrollo completo de las aletas se produce a los 22 días y aparecen simultáneamente los primeros melanóforos en la aleta dorsal. A los 30 días (d30) se hace evidente la mancha caudal, en la posición de la banda V, sobre el pedúnculo caudal, mientras que la banda IV vuelve a difuminarse; se observa de nuevo una gran concentración de melanóforos en la cabeza, alrededor del ojo excepto en su zona ventral (Fig. 4). Alrededor del día 38 (d38), vuelven a dispersarse los melanocitos, desapareciendo la mancha caudal; sin embargo, se aprecia una concentración de melanocitos a lo largo de la base de la aleta dorsal formando siete manchas que abarcan zonas de la aleta y del cuerpo; ventralmente se corresponde con cinco manchas; la máxima concentración de melanocitos se encuentra en la zona central del cuerpo (Fig. 5). El día

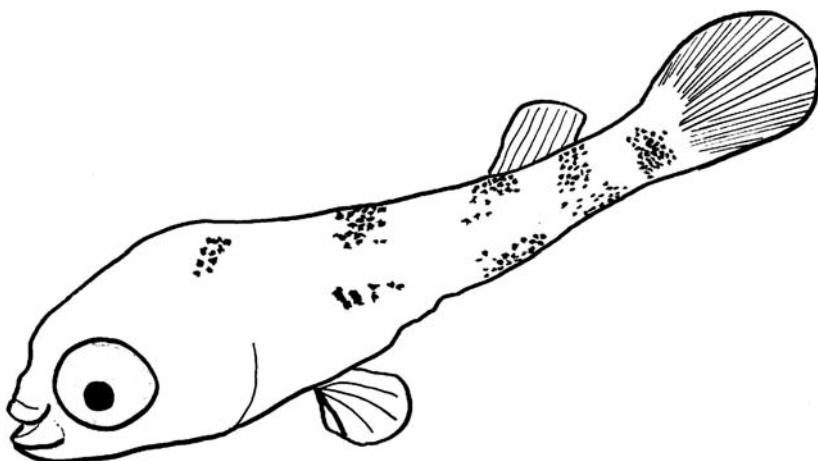


Figura 3. Juvenil de 16 días de edad.



Figura 4. Juvenil de 30 días de edad.

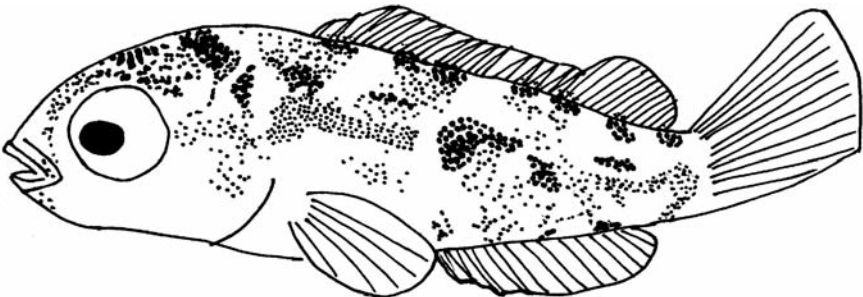


Figura 5. Juvenil de 38 días de edad.

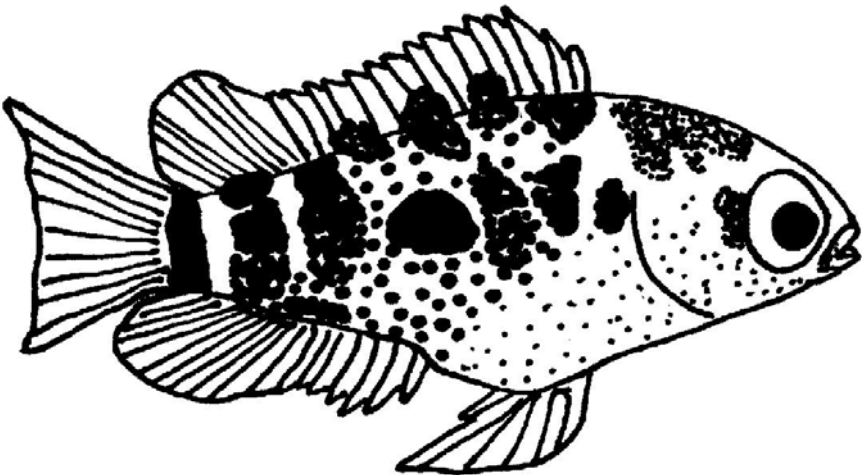


Figura 6. Juvenil de 80 días.

80, el pez es morfológicamente una copia en miniatura de un adulto; contando la semibanda cefálica se pueden intuir y contabilizar ocho bandas verticales, siendo la VIII la más intensa al igual que la parte central de la banda V (Fig. 6). Las dos concentraciones de melanocitos que permanecen en la coloración de los adultos son la mancha medio-lateral (barra IV) y la mancha del pedúnculo caudal (barra VIII), que coincide tanto con las barras numeradas como con la posición de la línea longitudinal inicial aparecida el primer día tras la eclosión.

Discusión

Según Bussing (2002), las crías y juveniles a menudo carecen del patrón melánico de barras, a diferencia de especies afines como *Archocentrus nigrofasciatus* y *Archocentrus septemfasciatus*. En el presente estudio, estas barras han estado más o menos presentes desde el día 16 tras la eclosión. A pesar de las sucesivas migraciones de melanóforos durante las etapas de desarrollo estudiadas, se puede apreciar desde el día 16 la permanencia de dos zonas con gran concentración melánica, que conformarán la mancha del adulto lateral media (posición de la barra IV-V) y la del pedúnculo caudal (posición de la barra VIII). Estas manchas son comunes también en los adultos de la mayoría de especies de Cichlidae (Martínez, 1987). Pueden observarse similitudes en la presencia evidente de la mancha medio-lateral y de la mancha caudal en juveniles de 30 días en especies de cíclidos neotropicales y africanos (Baerends & Baerends van Roon, 1950). El resto de las barras se encuentran más o menos difusas a lo largo del período estudiado, con la aparición o reaparición en algunos momentos de un agrupamiento en forma de línea medio-longitudinal. Hacia el día 16, domina la concentración de melanocitos en la parte dorsal y central. A partir de ese momento, a medida que el alevín desarrolla altura corporal y aumenta su zona ventral con respecto a su longitud, los melanóforos migran hacia la parte media central del cuerpo, desapareciendo en su mitad ventral anterior. La coloración definitiva se adquiere entre los 115-120 días de edad, mientras que en *A. nigrofasciatus* oscila entre el día 35 y el 82 (Beeching et al., 2002; Martínez, 1987). Sin embargo, tal como menciona Bussing (2002), las barras pueden reaparecer en ciertos individuos, sobre todo cuando el pez se encuentra en una situación de estrés o en condiciones fisiológicas deficientes (observación personal). Es una respuesta fisiológica a causa del desplazamiento y cambio de densidad de los melanosomas, y que tiene un carácter temporal. Ello hace suponer que las barras, aún siendo el patrón de coloración primitivo de esta especie y afines, quedan enmascaradas por la superposición de otras células pigmentarias a medida que el pez se va desarrollando. Es lo que se conoce como cambios de color morfológicos, que se contraponen a los cambios de color fisiológicos (Burton, 2002).

El primer día tras la eclosión, las larvas de *A. myrnae* presentan una repartición de cromatóforos similar a la descrita para *Hemichromis fasciatus* en Gosse (1963) y *Cichlasoma dimerus* durante la fase de saco vitelino a las 82 horas (Meijide & Guerrero, 2000), a excepción de la presencia de melanóforos en la parte superior de la cabeza, presentes en *A. myrnae* y *H. fasciatus*, y que no aparecen

en *C. dimerus* hasta las 45 horas. Por otro lado, las larvas de *A. nigrofasciatus*, una especie más próxima filogenéticamente a la aquí estudiada, carecen de melanóforos oculares (Martínez, 1987), igual que ocurre en el guapote (*Parachromis dovii*), que únicamente presenta melanóforos en el saco vitelino y que no inicia la pigmentación ocular hasta las 60 horas (Cabrera et al., 1988). Por otro lado, los cíclidos incubadores bucales africanos *Oreochromis mossambicus* y *Pseudocrenilabrus philander* sí que presentan ojos negros y pigmentación retinal el primer día (TU=139-124 respectivamente) y melanóforos en la parte superior de la cabeza el segundo día (TU= 175-155 respectivamente) (Holden & Bruton, 1992, 1994; Tachihara & Obara, 2003), mientras que el ponedor africano *H. fasciatus* carece de pigmentación ocular (Gosse, 1963).

A los cuatro días, los melanóforos en *A. nigrofasciatus* se sitúan fundamentalmente en la zona anterodorsal y en el saco vitelino (Martínez, 1987) al igual que en la especie estudiada que, además de estos dos puntos, también presenta una importante agregación de melanóforos en la zona medio-lateral inferior en sentido longitudinal y una agregación longitudinal menor en la zona dorsal así como en la incipiente formación de la aleta caudal. *Oreochromis mossambicus* presenta igualmente una extensión de melanóforos por encima y por debajo de la línea lateral, además de la zona anterodorsal, y unos melanóforos esparcidos en la zona pericárdica y en la zona precursora de la aleta caudal. En el caso de *P. philander*, los cromatóforos se extienden además a lo largo de la zona ventral del cuerpo hasta la zona precursora de la aleta caudal (Holden & Bruton, 1994).

Baerends & Baerends van Roon (1950) describieron la coloración juvenil de seis especies de cíclidos: cuatro neotropicales y dos africanas, concluyendo que las especies de continentes distintos presentaban un desarrollo del patrón de coloración diferente. Alevines de 14 días de *O. mossambicus* (= *Tilapia natalensis*) y *Hemichromis bimaculatus* expresan melanóforos difusos por el cuerpo y en el caso de la última especie, acompañados de dos líneas longitudinales. Por el contrario, los juveniles neotropicales de 14 días, "*Cichlasoma*" *octofasciatum* (= *C. biocellatum*), *Cichlasoma bimaculatum*, *Thorichthys meeki* y *Aequidens latifrons* presentan los melanóforos ordenados en barras verticales más o menos completas.

Esta alineación de melanóforos es similar a la que se ha encontrado en forma de hemibarras el día 12 en *C. dimerus* (Meijide & Guerrero, 2000) y el día 16 en los individuos de *A. myrnae* en el presente estudio. También Noble & Curtis (1939) describieron un patrón de barras similar en alevines de primer día en el estadio de natación libre de las especies *C. bimaculatum* y *Archocentrus spilurus* (= *Cichlasoma cutteri*). En el caso de las especies de cíclidos africanas, el patrón de coloración parece desarrollarse de forma diferente. El patrón de coloración con disposición de melanóforos en forma de línea horizontal ha sido descrito no sólo en *H. bimaculatus* (Baerends & Baerends van Roon, 1950; Noble & Curtis, 1939), sino también en *Haplochromis burtoni* (Fernald & Hirata, 1979) y *H. fasciatus* (Gosse, 1963). Esta disposición de los melanóforos coincide con las primeras etapas larvarias de *A. myrnae* (d1 y d4), aunque en la reorganización posterior desaparecen.

A. myrnae alcanza el aspecto de adulto alrededor de los 80 días, el doble que tarda *C. dimerus* en condiciones similares (Meijide & Guerrero, 2000). El cuerpo y las aletas se encuentran cubiertos de melanóforos y aunque no es la pigmentación definitiva, sí que se trata del patrón de melanóforos basal que posteriormente quedará enmascarado por la coloración pastel de los adultos. Una vez adultos, este patrón podrá ser observado únicamente en contextos agonísticos o en individuos estresados.

A pesar de décadas de estudios sobre la coloración y el comportamiento en cíclidos, así como de su significado evolutivo, pocos estudios se han centrado en la ontogenia de la coloración en cíclidos, no existiendo un solo trabajo extenso y comparativo sobre la evolución de la coloración entre especies de esta familia. Los resultados del presente trabajo documentan el patrón de coloración melánico de las crías de *A. myrnae* desde el momento de la eclosión hasta los 80 días de vida, y pueden ser útil tanto como herramienta en estudios que relacionen coloración y comportamiento, como base para establecer relaciones filogenéticas entre cíclidos neotropicales.

Agradecimientos

A José Luis Blanco por el suministro de los reproductores de *Cryptoheros myrnae* y al Dr. Lluís Tort por la cesión de espacio para mantener los peces estabulados. Al Dr. J. Matallanas y a la Dra. Dolors Vinyoles por sus útiles correcciones y comentarios durante la revisión del manuscrito.

Bibliografía

- Allgayer, R. 2001. Description d'un genre nouveau, *Cryptoheros*, d'Amérique centrale et d'une espèce nouvelle du Panama (Pisces: Cichlidae). L'an Cichlidé 1: 13-20.
- Baerends, G. P.; Baerends van Roon, J. 1950. An introduction to the study of ethology of cichlid fishes. Behaviour Supplement 1: 1-242.
- Bagnara, J. T.; Hadley, M. E. 1973. Chromatophores and color change: the comparative physiology of animal pigmentation. Prentice-Hall, Englewood Cliffs. New York.
- Barlow, G. W. 1992. Is mating different in monogamous species? The Midas cichlid fish as a case study. Am. Zool. 32: 91-98.
- Barlow, G. W. 2000. The cichlid fishes: nature's grand experiment in evolution. Perseus Publishing, Cambridge.
- Beeching, S. C.; Holt, B. A.; Neiderer, M. P. 2002. Ontogeny of melanistic color pattern elements in the convict cichlid, *Cichlasoma nigrofasciatum*. Copeia 2002: 199-203.
- Bolyard, K. J.; Rowland, W. J. 1996. Context-dependent response to red coloration in stickleback. Anim. Behav. 52: 923-927.
- Burton, D. 2002. The physiology of flatfish chromatophores. Microscopy Research and Technique 58:481-487.
- Bussing, W. A. 2002. Peces de las aguas continentales de Costa Rica. Editorial de la Universidad de Costa Rica. San José.
- Cabrera, P.; Murillo-Sánchez, J. R.; Mora-Jamett, M. 1988. Desarrollo embrionario, larval y del alevín de *Cichlasoma dovii* (Günther, 1864) (Pisces: Cichlidae). Rev. Biol. Trop. 36: 417-422.

- Farm, B. P. 2001. Experimentally induced pigment changes in small African 'Barbus' (Teleostei: Cyprinidae): synonym of 'Barbus' *amphigramma* and 'Barbus' *taitensis* with 'Barbus' *paludinosus*. *Copeia* 2001: 243-247.
- Fernald, R. D.; Hirata, N. R. 1979. The ontogeny of social behavior and body coloration in the african cichlid fish *Haplochromis burtoni*. *Z. Tierpsychol.* 50: 180-187.
- Gill, H. S.; Morgan, D. L. 1999. Larval development of the salamander fish, *Lepidogalaxias salamandroides* Mees (Lepidogalaxiidae). *Copeia* 1999: 219-224.
- Gosse, J. P. 1963. Le milieu aquatique et l'écologie des poissons dans la région de Yagambi. *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr.* 116: 113-271.
- Hoefler, C. D.; Morris, M. R. 1999. A technique for the temporary application and augmentation of pigment patterns in fish. *Ethology* 105: 431-438.
- Holden, K. K.; Bruton, M. N. 1992. A life-history approach to the early ontogeny of the Mozambique tilapia *Oreochromis mossambicus* (Pisces, Cichlidae). *S. Afr. J. Zool.* 27: 173-191.
- Holden, K. K.; Bruton, M. N. 1994. The early ontogeny of the southern mouthbrooder, *Pseudocrenilabrus philander* (Pisces, Cichlidae). *Env. Biol. Fish.* 41: 311-329.
- Knight, M. E.; Turner, G. F. 1999. Reproductive isolation among closely related lake Malawi cichlids: can males recognize conspecific females by visual cues? *Anim. Behav.* 58: 761-768.
- Kodric-Brown, A. 1998. Sexual dichromatism and temporary color changes in the reproduction of fishes. *Am.Zool.* 38: 70-81.
- Kullander, S. O. 2003. Cichlidae (Cichlids). In: R. E. Reis; S. O. Kullander; & C. J. Ferraris, Jr. (eds.) Checklist of the Freshwater Fishes of South and Central America. EDI-PUCRS. Porto Alegre. P. 605-654.
- Loiselle, P. V. 1997. Two new cichlid species from the rio Sixaola drainage, Costa Rica. *Aqua, Journal of Ichthyology and Aquatic Biology* 2: 1-10.
- Martínez, S. G. A. 1987. Desarrollo larval de *Cichlasoma nigrofasciatum* (Günther), 1868 (Pisces: Cichlidae) en cultivos en laboratorio. *Rev. Biol. Trop.* 35: 113-119.
- Meijide, F. J.; Guerrero, G. A. 2000. Embryonic and larval development of a substrate-brooding cichlid *Cichlasoma dimerus* (Heckel, 1840) under laboratory conditions. *J. Zool.* 252: 481-493.
- Noble, G. K.; Curtis, B. 1939. The social behavior of the jewel fish, *Hemichromis bimaculatus* Gill. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 76: 1-47.
- Tachihara, K.; Obara, E. 2003. Morphological development of embryos and juveniles in the Mozambique Tilapia, *Oreochromis mossambicus* as a direct developmental fish under rearing conditions. *Suisanzoshoku* 51: 295-306.